

Beitrag zur Temperatur- und Altersabhängigkeit der Herzfrequenz des Embryonalherzens

bei *Salmo irideus*, *Salmo fario*, *Scyliorhinus canicula*
und *Pristiurus melanostomus*¹.

von

Hj. HUGGEL

Station de Zoologie expérimentale, Genève.

Mit 4 Graphischen Darstellungen.

Der Einfluss der Temperatur auf das embryonale Herz war schon vielfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Die meisten Arbeiten haben sich aber auf einen relativ kurzen Entwicklungsabschnitt beschränkt. Die vorliegende Arbeit versucht vor allem die Ausgangssituation bei der Herztätigkeit zu erfassen, d.h. die eigentliche Embryonalphase von Pulsbeginn an. Der Vergleich von Vertretern der Teleostier und Selachier soll allgemeingültige Gesetze und deren Modifikationen herausarbeiten.

ANDERSEN 1930 hat für die Spätstadien und den schlüpfenden Jungfisch von *Salmo fario* eine stufenweise Frequenzzunahme mit dem Alter nachgewiesen. Die stufenweise Zunahme wurde von keinem weiteren Autor bestätigt. Dieses scheinbar stufenweise Wachstum lässt sich auf die Streuung der Mittelwerte einer Exponentialkurve zurückführen. Die in dieser Arbeit dargestellte

¹ Herrn Prof. Dr. H. Mislin (Direktor des Zoolog. Instituts der Universität Mainz) möchte ich meinen besondern Dank aussprechen für die Förderung dieser Arbeit. Meiner Frau danke ich für die vielseitige Hilfe, besonders bei der statistischen Auswertung und die selbständige Herstellung der Abbildungen.

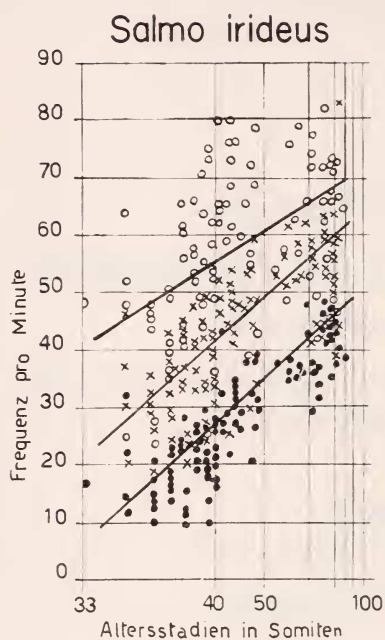


ABB. 1.

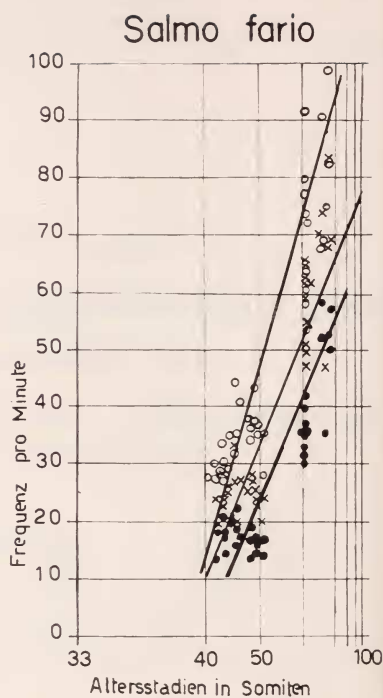


ABB. 2.

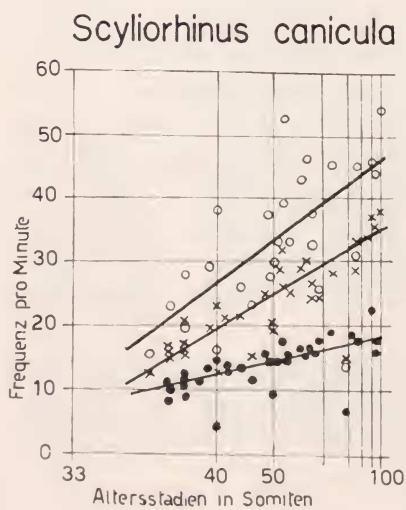


ABB. 3.

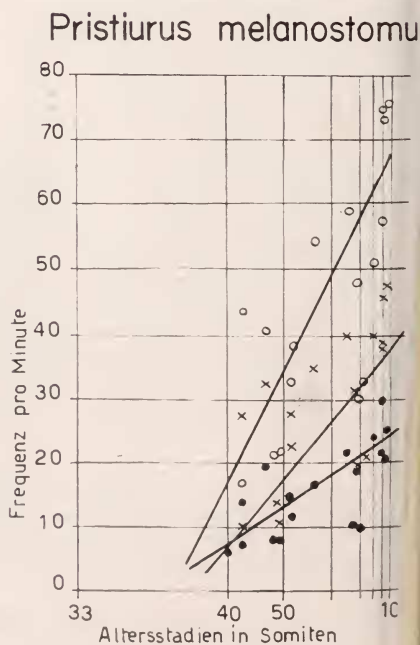


ABB. 4.

Steigung der 15°C-Frequenzkurve lässt sich an die Kurve der Spätstadien von Andersen ansetzen.

BELEHRADEK J. 1931 gibt einige Werte für *Scyliorhinus canicula* an und kommt zum Schluss, dass die Herzfrequenz stetig mit dem Alter zunehme. GLASER O. 1929 belegt das Gesetz der altersabhängigen Frequenzzunahme an Embryonen von *Fundulus heteroclitus*.

Für den Temperaturkoeffizienten Q_{10} nach VAN T'HOFF-ARRHENIUS ist eine Altersabhängigkeit umstritten, einerseits weil widersprechende Resultate vorliegen, andererseits weil nicht genügend vergleichendes Material vorliegt. ANDERSEN 1930 hat eine Altersabhängigkeit von Q_{10} bei *Salmo fario* in den Spätstadien nachgewiesen.

Die vorliegende Arbeit versucht die altersabhängige Frequenzzunahme und die verschiedene Sensibilität gegenüber der Temperatur je nach Alter an einem grossen Material mit Hilfe einer statistischen Analyse zu lösen.

DIE VERSUCHE.

Die Werte wurden Temperaturversuchen (H. HUGGEL 1959) entnommen, die vom Kälte- bis zum Wärmestillstand ausgeführt wurden und die Arten *Salmo irideus* L., *Salmo fario* L., *Scyliorhinus canicula* L. und *Pristiurus melanostomus* Raf. betreffen. Die Versuche begannen im Stadium V (Somitenstadium 33-34), das durch den Pulsbeginn charakterisiert ist (HUGGEL 1961). Die Temperaturstufen von 10°, 15° und 20°C wurden aus folgenden Gründen gewählt:

Die temperaturabhängige Herzfrequenz weist in diesem Temperaturbereich bei allen untersuchten Fischarten grosse Regelmässigkeit auf. Diese Temperaturstufen entsprechen einem mittleren und bei allen untersuchten Arten im Biotop vorkommenden Temperaturbereich, also normalen physiologischen Bedingungen.

ABB. 1—4.

Altersabhängigkeit der Herzfrequenz, Streuung der Herzfrequenz, und Regressionsgeraden für die 10, 15 und 20°C-Kurve.

Somitenstadium 33 = Pulsbeginn

● = Werte bei 10°C

× = Werte bei 15°C

○ = Werte bei 20°C

Die Experimentalwerte sind in den Abbildungen 1-4 graphisch zusammengestellt. Es ergibt sich für alle 4 untersuchten Arten ein exponentieller Anstieg der Herzfrequenz mit dem Alter. Die dargestellten Geraden der 10, 15 und 20°C-Werte entsprechen der Steigung $b = \frac{SP_{xy}}{SQ_x}$. Zur statistischen Untersuchung erwies sich das Verfahren der linearen Regression als zulässig, da durch geeignete Wahl des 0-Punktes (0-Punkt = der Pulsbeginn bei 33 Somiten) und Logarithmierung des Alters eine Gerade entsteht. Die Signifikanz wurde mittels des t -Tests ermittelt, wobei ein $P = 0,0027$ (PAETAU 1943) als gerade signifikant angenommen wurde. Die Punktschwärme lassen vorerst eine grosse Streuung der Individualwerte erkennen. Diese grosse Streuung der Herzfrequenz stellt ein Charakteristikum der embryonalen Fischherzen dar.

Jedes Fischherz besitzt unter gleichen Bedingungen innerhalb gewisser Grenzen eine ihm eigene Herzfrequenz.

TABELLE 1.

	Anzahl der Versuche N	Steigung b	t	Sicherung von b (n. PAETAU) P
<i>S. irideus</i> :				
10°C	101	21,620	12,084	0,0002
15°C	102	21,765	10,049	0,0002
20°C	101	16,269	4,155	0,0002
<i>S. fario</i> :				
10°C	35	62,674	15,671	0,0002
15°C	35	60,789	9,237	0,0002
20°C	35	90,697	11,231	0,0002
<i>Sc. canicula</i> :				
10°C	34	5,927	4,995	0,0002
15°C	33	15,46	7,992	0,0002
20°C	28	19,35	4,107	= 0,0004
<i>Prist. mel.</i> :				
10°C	18	16,76	4,212	= 0,0006
15°C	18	29,91	4,412	= 0,0004
20°C	18	50,799	4,977	0,0002

In Tabelle 1 sind die Steigungen b , die Anzahl der Versuche und die t - und P -Werte für die 10, 15 und 20°C-Kurven zusammen-

gestellt. Der exponentielle Anstieg der Herzfrequenz mit dem Alter wird damit statistisch eindeutig gesichert.

TABELLE 2 a UND 2 b.

Vergleich der Steigungen *b* der Geraden der altersabhängigen Herzfrequenz.

2 a: Vergleich der Steigungen *b* zweier Temperaturstufen der gleichen Art (zugehöriges *b* in Tabelle 1 ablesbar).

	Temperaturstufen	<i>n</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	Sicherung ±
<i>S. irid.</i>	10°C/15°C	199	4,33	0,0002	—
	15°C/20°C	199			+++
	10°C/20°C	199			+++
<i>S. fario</i>	10°C/15°C	66	2,86	= 0,005	—
	15°C/20°C	66			—
	10°C/20°C	66			++
<i>Sc. can.</i>	10°C/15°C	63	4,19	0,0002	++
	15°C/20°C	63			—
	10°C/20°C	63			++
<i>Prist. mel.</i>	10°C/15°C	32	1,27	= 0,22	—
	15°C/20°C	32			—
	10°C/20°C	32			+++

2 b: Vergleich der Steigungen *b* gleicher Temperaturstufen zweier Fischarten.

	Temperaturstufen	<i>n</i>	<i>t</i>	<i>P</i>	Sicherung ±
<i>S. far.</i> mit <i>S. irid.</i>	10°C	133	5,55	0,0002	+++
	15°C	133			+++
	20°C	132			+++
<i>Sc. can.</i> mit <i>Prist. mel.</i>	10°C	48	3,30	= 0,0018	+
	15°C	47	2,60	= 0,012	—
	20°C	42	3,11	= 0,003	+—
<i>S. irid.</i> mit <i>Sc. can.</i>	10°C	131	5,80	0,0002	+++
	15°C	131	1,54		—
	20°C	131			—
<i>S. far.</i> mit <i>Sc. can.</i>	10°C	65	15,3	0,0002	+++
	15°C	64	9,24	0,0002	+++
	20°C	59	7,77	0,0002	+++

+ = gesichert.
++ = gut gesichert.

+++ = sehr gut gesichert.
— = nicht gesichert.

Die Steigungen der 3 Temperaturstufen (10, 15 und 20°C) einer Art divergieren bei den *Scyliorhiniden* infolge des exponentiellen Frequenzanstiegs in zunehmendem Sinne mit zunehmender Temperatur oder bilden Parallelen bei *Salmo irideus* infolge der früh in der Entwicklung auftretenden Frequenzregulation (HUGGEL H. 1959). Die 20°C-Kurve von *Salmo irideus* zeigt infolge einer besondern Frequenzregulation bei 16-18°C eine geringere Steigung als die 15°C-Kurve. (Abb. 1.)

Im Falle von *Salmo fario* (Abb. 2) beobachten wir nur eine schwache Zunahme der Steigung der Frequenzkurve mit zunehmender Temperatur. Aus der statistischen Prüfung (Tab. 2 a) ist der Schluss zulässig, dass die *Scyliorhiniden* generell eine Frequenzzunahme mit steigender Temperatur und Alter besitzen.

Die *Salmoniden* weisen eine geringere und besonders regulierte Frequenzzunahme mit steigender Temperatur und Alter auf. Auf die geringere Steigung der 20°C-Kurve von *Salmo irideus* wurde oben schon hingewiesen.

Tabelle 2 b gibt das Resultat des statistischen Vergleichs der verschiedenen Arten untereinander wider. Es werden die Paare *Salmo fario*-*Salmo irideus*, *Salmo fario*-*Scyliorhinus canicula*, *Salmo irideus*-*Scyliorhinus canicula*, *Scyliorhinus canicula*-*Pristiurus melanostomus* geprüft.

Die *Pristiurus melanostomus*-Versuche können mit den *Salmoniden* nicht verglichen werden, da die Zahl *N*-Versuche zu niedrig ist. *Salmo fario* und *Salmo irideus* unterscheiden sich in jeder Temperaturstufe deutlich. Zwischen *Scyliorhinus* und *Pristiurus* divergieren nur die 10°C — und 20°C-Kurven.

Salmo irideus unterscheidet sich nur in der 10°C-Kurve von *Scyliorhinus canicula*, während die 15°C und 20°C-Kurven fast parallel verlaufen (Steigungen *b* sehr ähnlich, Tab. 1). Die Steigungen von *Salmo fario* divergieren in jeder Temperaturstufe von *Scyliorhinus canicula*. Der Vergleich der vier Paare lässt generell den Schluss zu, dass jede Art innerhalb der physiologischen Temperaturstufe 10°C bis 20°C eine charakteristische nicht aber art-spezifische Zunahme der altersabhängigen Herzfrequenz besitzt. Zur Charakteristik einer Art müssen demnach mehrere Temperaturstufen zum Vergleich herangezogen werden, da in einzelnen Temperaturstufen die Steigungen zweier Arten gleich sein können. Eine Familienspezifität liegt nicht vor. Zusammen mit den Bei-

spielen anderer Autoren darf wohl die Zunahme der Herzfrequenz mit dem Alter für Fische zum Gesetz erhoben werden (ANDERSEN, GRODZINSKI, etc.).

DER TEMPERATURKOEFFIZIENT Q_{10}

Die einzelnen Temperatur-Frequenzkurven vom Kälte- bis zum Wärmestillstand zeigen keinen einheitlichen Verlauf, sondern bestehen aus mehreren Abschnitten. Zur Charakterisierung der Frequenzbeschleunigung in den verschiedenen Kurvenabschnitten wurde der Temperaturkoeffizient Q_{10} für alle 2°C -Schritte berechnet. Aus den 2309 berechneten Werten von Q_{10} lassen sich generell 3 Resultate ableiten.

1. Q_{10} erweist sich als streng temperaturabhängig.
2. Q_{10} erreicht beim Einsetzen des Pulses nach Kältestillstand unphysiologisch hohe Werte.
3. Q_{10} ist mit Ausnahme von *Salmo irideus* nicht altersabhängig.

Die Temperaturabhängigkeit lässt sich durch 3 typische Gruppen charakterisieren:

1. -1°C bis $+5^{\circ}\text{C}$ mit Q_{10} — Werten von 10^1 - 10^6 .
2. $+5^{\circ}\text{C}$ bis $+26^{\circ}\text{C}$ mit Q_{10} — Werten von 2-5.
3. 26°C bis 35°C mit Q_{10} — Werten von 1-1,8.

Die extrem hohen Q_{10} — Werte der ersten Gruppe, die selten im biologischen Experiment gefunden werden, charakterisieren den Moment des Pulsbeginns nach Kältestillstand, also den Augenblick, in dem die spezifische Herztätigkeit einsetzt. Man muss daran denken, dass es sich um ein Erregungsgeschehen im Sinne einer raschen Entladung handelt. Q_{10} hat die Eigenschaft bei unendlich kleiner Geschwindigkeitskonstante (Kältestillstand = Grenzwerte 0) unendlich gross zu werden. Natürlich lässt sich hier die van t'Hoff-Arrhenius-Regel in ihrer ursprünglichen Form nicht mehr anwenden, vielmehr stellen die hohen Werte einen mathematischen Beweis für den kritischen Augenblick des Pulsbeginns nach Kältestillstand dar. Die zweite und dritte Gruppe geben die Q_{10} -Werte, die im biologischen Geschehen eine Rolle

spielen. Es zeigt sich, dass allgemein für das Fischherz oberhalb 26°C ein Q_{10} kleiner als 2 vorkommt; demnach die Frequenzzunahme auf Temperaturreiz unter der Norm der van t'Hoff'schen Regel ist.

TABELLE 3.

*Salmo fario.*Temperaturabhängigkeit von Q_{10} aller Altersstadien

Temperatur- Stufe °C	Q_{10}		N	Q_{10} -Mittelwert aller Alters- stadien ± 20 %
	max.*	min.*		
3—5	3,32	1,95	33	2,5
5—7	3,56	1,94	58	2,5
7—9	2,90	1,75	47	2,2
9—11	2,94	1,88	52	2,0
11—13	2,61	1,55	52	2,1
13—15	2,50	1,49	44	2,1
15—17	2,47	1,60	58	2,0
17—19	2,42	1,40	47	1,8
19—21	2,34	1,15	60	1,7
21—23	2,13	1,24	40	1,3

* Max. und min. aus mindestens 3 Werten.

TABELLE 4.

*Scyliorhinus canicula.*Temperaturabhängigkeit von Q_{10} aller Altersstadien.

Temperatur- Stufe °C	Q_{10}		N	Q_{10} -Mittelwert aller Alters- stadien ± 30 %
	max.*	min.*		
6—8	11,80	2,82	23	8
8—10	12,10	1,90	31	3,5
10—12	6,96	1,70	30	3,0
12—14	6,90	1,40	30	3,0
14—16	4,10	1,25	32	2,0
16—18	4,20	1,20	33	1,5
18—20	4,10	1,00	31	1,3
20—22	4,20	1,00	27	1,3

TABELLE 5.

*Pristiurus melanostomus.*Temperaturabhängigkeit von Q_{10} aller Altersstadien.

Temperatur- Stufe °C	Q_{10}		N	Q_{10} -Mittelwert aller Alters- stadien $\pm 30\%$
	max.*	min.*		
6—8	9,9	1,1	21	5,0
8—10	9,9	1,1	19	6,0
10—12	8,1	2,2	19	4,0
12—14	6,2	1,6	19	3,4
14—16	6,2	1,5	17	2,9
16—18	4,0	1,4	21	2,6
18—20	4,8	1,4	22	2,0
20—22	5,2	1,0	19	1,8

Die Temperaturabhängigkeit von Q_{10} wird durch die Zahlen der Tabellen 3-5 belegt. Das Zahlenmaterial umfasst die Q_{10} -Werte aller Altersstadien der 2°C-Temperaturschritte. Infolge einer relativen Abhängigkeit von Q_{10} vom Alter entsteht durch die Zusammenlegung der Werte verschiedenen Alters eine Streuung von $\pm 20-30\%$. In den Tabellen wurden die minimalen und maximalen Q_{10} -Werte angegeben, mit Ausnahme von *Salmo irideus* für welche die Mittelwerte der jüngsten und ältesten Stadien berechnet wurden. Trotz der Streuung zeigt sich eindeutig, dass Q_{10} der Herzfrequenz bei allen 4 untersuchten Fischarten von der Temperatur abhängig ist. Es nehmen sowohl die Mittelwerte als auch die minimalen und maximalen Q_{10} -Werte mit zunehmender Temperatur kontinuierlich ab. Die Abnahme ist stärker bei den *Selachiern* als bei den *Teleostiern*, da die Q_{10} -Werte der *Selachier* bei tiefen Temperaturen höher sind.

Eine Altersabhängigkeit von Q_{10} stand bis jetzt nur für den Fall von *Salmo fario* (ANDERSEN) zur Diskussion. Es konnte eine Altersabhängigkeit von Q_{10} nur bei *Salmo irideus* innerhalb der Entwicklungsperiode Somiten 33 bis Somiten 68 mit Sicherheit nachgewiesen werden. Zur statistischen Prüfung wurden die Mittelwerte der Altersstadien So 33-36 mit denjenigen von So 61-68 verglichen (Tabelle 6).

TABELLE 6.

*Salmo irideus.*Altersabhängigkeit von Q_{10} in den einzelnen Temperaturstufen.

Temperatur- Stufe °C	$Q_{10} \bar{x}$ Somiten 33—36	$Q_{10} \bar{x}$ Somiten 61—68	P	t	N	Sicherung
3— 5	5,98	2,89	0,0002	5,7	20	ges.
5— 7	5,14	3,15	0,02	2,52	19	—
7— 9	4,32	2,8	0,02	2,51	21	—
9—11	3,90	2,1	0,0002	6,48	26	ges.
11—13	3,90	1,92	0,0002	5,24	25	ges.
13—15	3,28	1,74	0,0015	3,52	29	ges.
15—17	2,68	1,85	1	0,18	20	—

Da von den 7 Temperaturstufen 4 gesichert sind, darf der Schluss gezogen werden, dass im Falle von *Salmo irideus* Q_{10} im Verlaufe der Frühentwicklung eine Abnahme erfährt. Die statistische Prüfung der andern Fischarten zeigte Nichtsignifikanz einer Abnahme der Q_{10} -Werte während der Entwicklung.

DISKUSSION.

Die Altersabhängigkeit der Herzfrequenz und besonders die Grösse der Steigung b der Zunahme der Frequenz hat eine besondere Bedeutung im Fall der Fische. v. SKRAMLIK 1935 nimmt wohl mit Recht an, dass die Herzfrequenz der Fische schon früh im Embryonalzustand, noch vor Einwachsen der Herznerven, hohe Werte erreichen muss, da das Fischherz einseitig durch den Vagus innerviert ist oder eine allfällige sympathische Innervation ohne starken Einfluss ist.

SZEPSENWOL und BAUMANN A. 1935 wie auch LEGHISSA 1941 und 1942 haben für *Salmo fario* und *Salmo irideus* das späte Einwachsen der Herznerven ins Herz eindeutig nachgewiesen. Eine einseitige vagotonische Frequenzhemmung kann aber nur effektiv sein, wenn eine hohe Grundfrequenz vorliegt. GLASER O. 1929 hat an *Fundulus heteroclitus*-Embryonen die Altersabhängigkeit vom Pulsbeginn an nachgewiesen. Sonst findet man nur vereinzelt Angaben wie die von BELEHRADEK 1931, der mit Recht auf Grund

einer gelegentlichen Untersuchung an *Scyliorhinus canicula* zum gleichen Resultat kommt. Zusammen mit den hier wiedergegebenen Beispielen darf wohl die sofort und mit relativ grosser Steigung einsetzende Frequenzerhöhung in der Embryonalphase für den Temperaturbereich 10-20°C für die Fische zum Gesetz erhoben werden. Das Frequenzwachstum kann temperaturabhängig sein wie bei den *Scyliorhiniden* (grössere Steigung mit höherer Temperatur) oder nicht temperaturabhängig wie im Fall von *Salmo irideus*, bei welcher Art die Kurven von 10° und 15°C Parallelen bilden. Eine verminderte Steigung bei 20°C weist auf die Existenz von Regulationsmechanismen bei höhern Temperaturen hin (HUGGEL H. 1959).

Höhere Temperaturen als 20°C sollten nicht mehr zum Vergleich herangezogen werden, da in den Frühstadien der Herzentwicklung z.B. bei *Pristiurus melanostomus* zwischen 20-25°C Frequenzabfall beobachtet wird.

Die Temperaturabhängigkeit der Herzfrequenz wurde durch Berechnung des Temperaturkoeffizienten Q_{10} charakterisiert. Dabei erweist sich die RGT-Regel als nur in einem bestimmten arttypischen Temperaturbereich gültig.

Die hohen Werte von $Q_{10} = 1000$ und mehr haben keine physiologische Bedeutung, hingegen charakterisieren sie ein „explosionartiges“, Geschehen, den Moment des Einsetzens des Herzpulses nach Kältestillstand. Typisch für enzymatische Vorgänge (FAURE-FREMIET 1925) bei 2-5°C sind die Werte von $Q_{10} = 10$, wie sie hier auch gefunden wurden. Die Abnahme von Q_{10} mit Temperaturerhöhung stellt einen allgemein bekannten Vorgang dar, wie er am Seeigeli von EPHRUSSI 1929 näher erläutert worden ist. Für die 4 untersuchten Fischarten liegt die Temperaturgrenze, oberhalb der, Q_{10} kleiner als 2 wird, bei 25°C. Die Ähnlichkeit der Werte und der Temperaturgrenzen der vier untersuchten Arten weist auf die enge Verwandtschaft der chemischen Vorgänge in den Embryonalherzen der Fische hin.

Der Mechanismus der Frequenzsteigerung wurde mit Ligaturversuchen (HUGGEL 1959) näher untersucht. Demnach bezieht sich die in solchen physiologischen Versuchen gezeigte Frequenzsteigerung einzig auf das Herzgebiet des venösen Schrittmachers. Die Frequenzen und die Steigerungen im Verlaufe des Wachstums der übrigen Herzteile sind verschieden von denjenigen des Schrittmachers.

machers. Auf die Frage verschiedener chemischer Reaktionen in den verschiedenen Herzzonen soll hier nicht eingegangen werden. Durch diese anatomische Zuordnung praktisch aller bisheriger Temperaturversuche können wir sagen, dass die kontinuierliche und temperaturabhängige Erhöhung der Herzfrequenz im Verlaufe der Entwicklung vermutlich bei allen Vertebraten, sicher aber bei den Fischen, Amphibien und Vögeln, durch das im venösen Abschnitt gelegene Schrittmacherzentrum geleistet wird.

RÉSUMÉ

Plus de 600 mesures de la fréquence des pulsations du cœur embryonnaire à des températures de 10, 15 et 20°, permettent la conclusion que la fréquence cardiaque augmente linéairement avec le logarithme du nombre des somites (âge) ¹.

De l'analyse statistique selon le critère de Paetau exigeant un $P = 0,0027$ (test t), résulte que les droites de régression sous l'influence des températures de 10, 15 et 20° sont toutes assurées pour les Salmonidés entre le 33^e et le 70^e somite et pour les Sélaciens entre le 33^e et le 100^e somite. L'augmentation de la fréquence avec l'âge est plus forte pour les hautes températures que pour les basses, seules les courbes des Salmonidés à 20°C font une exception. Chez *Salmo fario* l'influence de la température est moins prononcée, toutefois les courbes de 10° et de 20°C sont statistiquement différentes, tandis que celle de 15° apparaît comme parallèle. Chez *Salmo irideus* par contre la fréquence augmente moins fortement à 20° qu'à 15°. Ce phénomène est dû à une régulation autonome à partir de 18°C. En comparant les différentes espèces entre elles on constate qu'il se forme des groupes, possédant la même augmentation de la fréquence avec l'âge à une température donnée. Il est donc nécessaire de décrire la courbe des trois températures 10, 15 et 20° pour pouvoir caractériser une espèce.

L'analyse du coefficient de température Q_{10} d'après van t'Hoff-Arrhenius est basée sur plus de 2.300 valeurs. En procédant à des changements de température allant de —1 à 35°C et en mesurant les pulsations tout les deux degrés on obtient trois groupes nettement distincts, soit:

1. entre —1 et +5°C, $Q_{10} = 10^1—10^6$,
2. entre 5 et 26°C, $Q_{10} = 2—5$,
3. entre 26 et 35°C, $Q_{10} = 1—1,8$.

Le premier groupe caractérise le début spontané des pulsations après l'arrêt dû au froid, le deuxième groupe correspond aux valeurs

¹ L'analyse comprend les espèces suivantes: *Salmo irideus* L., *Salmo fario* L., *Scyliorhinus canicula* L. et *Pristiurus melanostomus* Raf.

physiologiques et le troisième indique une nette défaillance physiologique du cœur embryonnaire à partir de 25°C.

Q_{10} varie donc avec la température. Il est statistiquement prouvé que Q_{10} chez *Salmo irideus* diminue également avec l'âge.

SUMMARY

More than 600 tests of the frequency of the embryonic heart's pulsations at temperatures of 10, 15 and 20°C have lead to the conclusion that the heart's frequency increases in direct line with the logarithm of the number of somites (age), concerning the specimens: *Salmo irideus* L., *Salmo fario* L., *Scylliorhinus canicula* L. and *Pristiurus melanostomus* Raf. The statistical analyse corresponding to the criterium of Paetau ($P = 0,0027$, test- t) established that the straight curve of regression shows under the influence of 10, 15 and 20°C that they are all ruled as for the Salmons between the 33-d and 70-th somites applied for the harks between the 33-d and 100-th somites. The increase of frequency shows at advanced age to become stronger at high temperatures than those applied to low temperatures. In this connection it has however to be stated that the curves of 10 and 20°C are statistically retained quite different. The curve applied to 15° appears to follow a perfect parallel line. Tests applied to *Salmo irideus* show in a quite contrary way that the frequency remains at 20° below the one of 15°. This phenomenon is due to an autonome regulation taking place at 18°C. By comparison of different specimens it appears that they form a unique group possessing sometimes the same frequency increase at a certain temperature. This shows that for the definition of the different types, a curve of the 3 temperatures 10, 15, 20°C has to be established individually. Furthermore an analyse of the temperature coefficient of an t'Hoff-Arrhenius Q_{10} is based on 2.300 values. Proceeding changes of the temperature between —1 and 35°C and measuring the pulsations all 2°, 3 distinct groups are established:

1. —1° to 5°C $Q_{10} = 10^1$ — 10^6 ,
2. 5 to 26°C $Q_{10} = 2$ —5,
3. 26 to 35°C $Q_{10} = 1$ —1,8.

The first group reflects the spontaneous inset of pulsations following an interruption due to cold, the second group corresponds to the physiological values, the third one indicates a net physiological weakness of the embryonic heart as from a temperature of 25°C. Q_{10} varies according to the temperature. All statistics available prouve that Q_{10} decreases as for the specimen *Salmo irideus* according to advanced age.

LITERATURVERZEICHNIS

- ANDERSEN, K. 1930. *Abhängigkeit der Herzschlagzahl und der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlingsgröss und der Temperatur. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Bachforellenkeimlingen.* Z. vergl. Physiol. 11: 56.
- BELEHRÁDEK, J. 1931. *Influence de la température sur la fréquence cardiaque chez les embryons de la roussette (Scyliorhinus canicula).* C. r. Soc. Biol. Paris, 83: 727.
- EPHRUSSI, B. 1929. (Nach Belehradek.) Arch. Anat. micr. 25: 231.
- FAURE-FREMIET, E. 1925. *La cinétique du développement.* Paris.
- GLASER, O. 1929. *Temperature and heart rate in Fundulus embryos.* Brit. J. exper. Biol. 6: 325.
- GRODZINSKI, Z. 1948. *The influence of temperature upon the rate of the heart in embryos of teleost fishes.* Bull. Int. Acad. polonaise, Sci. et Lettres. Sc. B. S. 255.
- 1949. *The influence of alternating temperatures upon the heart rate of the embryos of the sea-trout Salmo trutta L.* Bull. Acad. Sci. Cracovie S. 195.
- 1950. *The susceptibility of the heart in the sea-trout embryo Salmo trutta L., to small changes in temperature.* Bull. Acad. Sci. Cracovie S. 173.
- 1951. *Influence of some internal factors upon the heart rate in Sea-trout embryo Salmo trutta L.* Bull. Acad. polonaise Sci. et Lettres Sér. B. S. 165.
- 1953. *Reaction of the isolated heart of the sea-trout Salmo trutta L. embryos to temperature.* Zoll. Poloniae 6: 187-208.
- 1954. *Contractions of the Isolated Heart of the European Glass Eel. Anguilla anguilla L.* Bull. Acad. polonaise Sci. et Lettres Sér. B. S. 19.
- HUGGEL, H. 1952. *Temperaturabhängigkeit und Herzfrequenz des embryonalen Herzschlauches bei der Forelle (Salmo irideus).* Rev. suisse Zool. 59: 242.
- HUGGEL, H. und W. WILBRANDT. 1954. *Methodik und Resultate direkter mechanischer Registrierung am isolierten embryonalen Forellenherzen (Salmo trutta L.).* Helv. Physiol. Acta 12: C 21-24.
- HUGGEL, H. 1959. *Experimentelle Untersuchungen über Automatie Temperaturabhängigkeit und die Arbeit des embryonalen Fischherzens, unter besonderer Berücksichtigung der Salmoniden und Scyliorhiniden.* Z. vergl. Physiologie 42 63-102.
- 1961. *Zur Morphologie der Herzbildung bei den Salmoniden und Scyliorhiniden, mit einer Stadieneinteilung für die Embryonalphase des Herzens.* Rev. Suisse Zool. 68, Nr. 7

- LEGHISSE, S. 1941. *The differentiation of the nerve cells and muscle fibres in embryos of Teleostei (S. fario and irideus) and of Petromycon planeri.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 111: 601.
- 1942. Arch. ital. Anat. Embryol. 47: 564.
- PAETAU, K. 1943. *Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen, eine neue t-Tafel.* Biol. Zentralbl. 63: 155.
- SZEPSSENWOL und A. BAUMANN. 1935. *Sur la nature des premières fibres nerveuses qui pénètrent dans le cœur chez Trutta fario.* Rev. suisse Zool. 42: 39.
-